Évolution des Saniculoidées.
II. *Évolution du genre* Alepidea *(Ombellifères).*

Par J.-M. Turmel.

Dans cette note je comparerai l'évolution du Genre *Alepidea* avec celle du Genre *Eryngium.*

Les *Alepidea* (19 espèces) forment un genre très voisin des *Eryngium* (270 espèces) dont ils ne diffèrent systématiquement que par l'absence totale, ou presque, des bractées florales à l'intérieur du capitule ; aussi ont ils été réunis par certains auteurs (Baillon) au Genre *Eryngium.* Leur répartition géographique, en quelque sorte complémentaire de celle des *Eryngium,* pouvait confirmer cette opinion.

J'ai montré dans un précédent travail [1] comment je comprenais l'étude de l'évolution d'un genre : il faut, à mon avis, étudier la morphologie des espèces organe par organe en suivant, d'un bout à l'autre, séparément, leur évolution et c'est seulement après un tel travail qu'il m'a paru possible d'établir un exposé d'ensemble.

Me limitant aux organes végétatifs des *Eryngium,* j'ai étudié l'appareil souterrain, les feuilles, les hampes florales et les capitules : ce que les résultats ont montré être suffisant. Pour faire l'étude séparée de chacun de ces organes, j'ai dû grouper toutes les espèces autour de certains types, à caractéristiques bien définies, que j'ai dénommés « grands types » [2]. C'est sur eux que j'ai pu dresser l'évolution complète de chaque organe.

Je suivrai pour le genre *Alepidea* le même mode de travail, étudiant les mêmes organes : souches, feuilles, hampes florales et capitules.

Dans cette note, facilitée grâce aux déterminations récentes faites dans l'Herbier du Muséum de Paris par un des spécialistes du genre, le Professeur Weimnarck de l'Université de Lund, je don-

1. Morphologie, répartition, Phylogénie du genre Eryngium. Thèse doctorat es-Sciences, Paris, 1948.

2. Ces grands types (au nombre de six pour les souches, de dix pour les feuilles, de onze pour les hampes florales et de neuf pour les capitules) réunissent chacun les espèces qui, pour chaque organe, possèdent les caractéristiques les plus voisines de celles de l'espèce qui donne son nom au type. Ils sont désignés dans le texte par un ensemble de quatre mots : en premier et deuxième lieu les mots « type » et « Eryngium », séparés par un tiret, puis en troisième place le nom de l'espèce en question, enfin le nom de l'organe correspondant. On obtient ainsi par exemple le type-Eryngium ebracteatum-souche, le type-Eryngium Barrelieri-feuille.

nerai seulement les principales caractéristiques morphologiques des *Alepidea* pour établir l'évolution du genre.

A) *Organes souterrains.*

Sur les dix espèces qui, dans l'herbier du Muséum, possèdent un fragment de souche, neuf espèces (*A. amatymbica*, *Baurii*, *capensis*, *ciliaris*, *gracilis*, *longifolia*, *peduncularis*, *setifera* et *stellata*) peuvent se classer sans aucune difficulté dans le TYPE-ERYNGIUM EBRACTEATUM-SOUCHE, que je considère dans la phylogénie des souches d'*Eryngium* comme notablement évolué. Il possède des tiges souterraines plus ou moins grosses, diversement orientées dans le sol ; de plantes toujours polycarpiques, ces rhizomes sont cependant parfois peu articulés ; les racines latérales naissent principalement sur la face tournée vers le bas.

Ces neuf espèces peuvent se répartir en deux groupes : l'un à organe souterrain très fin, peu ou pas articulé le plus souvent horizontal (*A. amatymbica*, *Baurii*, *capensis*, *ciliaris* et *sterrata*), l'autre à organes redressés, d'assez forte taille (environ 1 cm. de diamètre), bien articulés et de ce fait laissant voir les traces des hampes florales passées (*A. gracilis*, *longifolia*, *peduncularis* et *setifera*).

Enfin pour la dixième espèce (*A. stellata*), le rhizome peu développé de l'unique part existant au Muséum ne permet pas de dire si cette plante est polycarpique et de ce fait appartient au TYPE-ERYNGIUM EBRACTEATUM-SOUCHE ou au contraire est monocarpique et doit alors se ranger dans un autre type d'ailleurs très voisin, le TYPE-ERYNGIUM BARRELIERI-SOUCHE.

Ces remarques sur les organes souterrains des *Alepidea* montrent qu'en majorité (et peut-être pour la totalité des espèces) les organes souterrains correspondent à une souche polycarpique, formée de tiges souterraines, ne gardant pas la racine principale pivotante qui, dans tous les cas examinés, est remplacée par de nombreuses racines adventives. Cette morphologie impose donc de considérer comme assez évolué le système souterrain des *Alepidea*. Si on le compare à celui des *Eryngium*, on constate de suite, que (le TYPE-ERYNGIUM EBRACTEATUM-SOUCHE existant exclusivement au Nouveau-Monde) il faut en conséquence, au point de vue de l'évolution, rechercher un parallèle avec les *Eryngium* américains seuls et non avec ceux de l'Ancien Monde.

B) *Feuilles.*

A l'opposé de ce qui s'est passé pour les souches, les feuilles sont très variables et leur morphologie ne permet pas de les réunir dans un seul type. Elles peuvent cependant se ranger dans trois des grands types que j'ai créés pour le genre *Eryngium* : les TYPES-

Eryngium planum-feuille, -Eryngium Huteri-feuille et -Eryngium Barrelieri-feuille qui forment dans le genre *Eryngium* une suite continue caractérisée par une disparition progressive des pétioles, par les réductions des diverses parties de la feuille et, en fin de série, par la diminution de la spinosité.

1° Six espèces : *A. amatymbica*, *capensis*, *ciliaris*, *peduncularis*, *serrata* et *setifera* appartiennent à ce type caractérisé par une feuille de grande taille pétiolée, à limbe peu ou pas divisé, et en cœur à la base.

L'*A. amatymbica*, l'espèce la plus grande, est celle dont les feuilles (l = 7 cm. ; L = 20 cm. ; p = 15 cm.) [1] se rapprochent le plus de celles de l'*Eryngium planum*. Les trois espèces qui se trouvent ensuite les plus voisines de l'*A. amatymbica* sont *A. setifera* (l = 2 cm. ; L = 5 cm. ; p = 5 cm.), *ciliaris* (l = 2 cm. ; L = 5 cm. ; p = 4 cm.) et *peduncularis* (l = 1 cm. ; L = 4 cm. ; p = 2 cm.) toutes trois à limbe fortement ovale, en cœur, denté et irrégulièrement cilié, mais beaucoup plus petit que dans la première espèce comme le montrent les caractéristiques données. Enfin deux autres espèces, *A. capensis* (l = 1 cm. ; L = 5 cm. ; p = 4 cm.) et *A. serrata* (l = 1 cm. ; L = 3 cm. ; p. = 10 cm.) ont des limbes très voisins peu dentés, mais longuement et régulièrement ciliés.

2° Les espèces que je rapporte au type-Eryngium Huteri-feuille sont au nombre de deux : *A. gracilis* (l = 4 cm. ; L = 17 cm.) et *A. Tysonii* (l = 4 cm. ; L = 14 cm.). Leur limbe est très allongé, atténué en pétiole et armé de piquants acérés. Toutes deux, d'assez grande taille, ont des feuilles plus rigides que celles des espèces précédentes ce qui oblige à les placer dans le type-Eryngium Huteri-feuille, mais d'autre part leurs piquants, quoique raides, sont notablement moins acérés que dans les *Eryngium* du type-Eryngium Barrelieri-feuille ; aussi ne peuvent-elles pas appartenir à ce dernier type malgré la forme de leurs feuilles qui inciterait à les y placer. Ces deux espèces se distinguent entre elles, d'abord par la dentelure : la taille et la disposition des piquants sur le bord des feuilles sont irrégulières chez *A. gracilis* et au contraire d'une grande régularité chez *A. Tysonii* ; d'autre part la forme du limbe les différencie encore, ovale lancéolé chez la première et obovale chez la seconde.

3° Enfin trois espèces se rapportent au type-Eryngium Barrelieri-feuille : ce sont *A. Baurii*, *longifolia* et *stellata*. Elles ont ont toutes un limbe non sclérifié et finement denté atténué en un rachis plat. Ces trois espèces diffèrent cependant les unes des autres : *A. Baurii* (l = 1 cm. ; L = 5 cm.) porte de très petites feuilles à limbe ovale longuement cilié (0,7 cm.) ; les feuilles de *A. stellata*

1. l = largeur du limbe ; L = longueur du limbe ; p = longueur du pétiole.

espèce voisine (l = 1,5 cm. ; L = 7 cm.) sont également de petite taille mais de cils plus courts (0,4 cm.) ; au contraire l'*A. longifolia*, à grandes feuilles (l = 3 cm. ; L = 20 cm.) vivant dans des milieux d'écologie variable, mais le plus souvent humides, présente par rapport à la grandeur totale de sa feuille un limbe notablement réduit atténué très longuement à la base formant une sorte de pétiole canaliculé, comme on en trouve dans les espèces du TYPE-ERYNGIUM ARTICULATUM-FEUILLE.

L'évolution des feuilles de ces onze espèces correspond bien à une branche de l'évolution du genre *Eryngium*, mais, contrairement à ce qui se passait pour les souches, on n'a plus ici à faire seulement à des types d'organes appartenant uniquement à des espèces américaines mais aussi à des types qui peuvent exister également dans l'Ancien Monde.

Il faut donc voir là une évolution peut-être moins poussée que celle de l'appareil souterrain. Cette succession des formes foliaires dans une seule direction, à partir d'un même point de départ (TYPE-ERYNGIUM PLANUM-FEUILLE), montre bien cependant (dans une région du monde très éloignée de celle où le genre *Eryngium* a émigré) un net parallélisme d'évolution avec nombre d'espèces d'*Eryngium* non plus seulement d'Amérique, mais aussi de la partie occidentale de l'Ancien Monde.

C) *Hampes florales.*

Le troisième organe, les hampes florales, montre une assez grande diversité. Comme je l'ai fait à propos des *Eryngium*, c'est sur la ramification, sur le nombre des entre-nœuds de l'axe central et sur la morphologie générale de la hampe que j'ai basé cette classification.

Ici, deux ensembles se dégagent qui correspondent encore à deux types du genre *Eryngium* : ce sont tout d'abord *A. amatymbica*, *Baurii*, *gracilis*, *Macowanii*, *péduncularis*, *réticulata*, *setifera*, *stellata* et *Tysonii* qu'il faut rapporter toutes au TYPE-ERYNGIUM PRISTIS-HAMPE FLORALE, caractérisées par un axe lisse ou en tout cas peu cannelé, à nombreux entre-nœuds, et à rameaux primaires courts (5-10 cm.) et grêles (2-3 mm.). Le tableau ci-après donne quelques indications pour les hampes florales de ces espèces :

	Hampe florale		Nombre de				Longueur d'un rameau et d'un pédoncule prim.	
				rameaux				
	haut.	diam.	entre nœuds	prim.	sec.	ter.		
A. amatymbica....	+70 cm.	10 mm.	14	17	+40	+70	12 cm.	1 cm.
A. Baurii........	30 cm.	2 mm.	9	4	5	0	5,5 cm.	3 cm.
A. gracilis.......	60 cm.	3 mm.	20	6	5	0	4 cm.	2 cm.
A. Macowanii ...	70 cm.	7 mm.	12	14	26	2	8 cm.	2 cm.
A. peduncularis..	50 cm.	4 mm.	10	7	9	0	10 cm.	3 cm.
A. reticulata.....	30 cm.	2,5 mm.	34	5	9	0	2 cm.	1 cm.
A. setifera	38 cm.	2 mm.	+60	4	0	0	4 cm.	1,5 cm.
A. stellata........	48 cm.	2 mm.	10	5	3	0	7 cm.	1,5 cm.
A. Tysonii	60 cm.	5 mm.	11	8	2	0	11 cm.	4 cm.

D'autre part, le second ensemble est formé par les *A. capensis*, *ciliaris*, *longifolia* et *serrata* ; il gravite autour du TYPE-ERYNGIUM PRINGLEI-HAMPE FLORALE. Ce type se distingue du précédent par la légèreté de son inflorescence, peu ramifiée à la base ; les rameaux primaires étant grêles et de plus de 10 cm. de longueur ; les pédoncules des capitules ayant plus de 5 cm. Les caractéristiques de ces quatre dernières espèces sont réunies dans le tableau suivant :

	Hampe florale		Nombre de				Longueur d'un rameau et d'un pédoncule prim.	
				rameaux				
	haut.	diam.	entre nœuds	prim.	sec.	ter.		
A. capensis......	40 cm.	2 mm.	9	6	7	0	8 cm.	1 cm.
A. ciliaris	50 cm.	2 mm.	7	7	8	0	8 cm.	2 cm.
A. longifolia	60 cm.	3 mm.	8	7	14	0	11 cm.	1 cm.
A. serrata	30 cm.	2 mm.	3	4	0	0	14 cm.	1 cm.

La morphologie des bractées, que je ne puis exposer en détail ici, est très semblable, pour beaucoup d'espèces d'*Alepidea* à celle des bractées caulinaires des types d'*Eryngium* que je viens de citer et par conséquent les renseignements que nous avaient fournis la ramification et le port général se trouvent ainsi confirmés.

Pour les hampes florales les caractéristiques morphologiques (port, ramification, morphologie et disposition des bractées caulinaires) que l'on trouve dans les *Alepidea* obligent à rapporter les espèces à deux types de hampes florales très voisins qui marquent

(d'après le tableau que j'ai pu établir pour cet organe dans le genre *Eryngium*) la fin d'un rameau évolutif. On se trouve donc là en présence de caractères hautement évolués et qui, comme pour les souches, correspondent encore à des *Eryngium* purement américains.

D) *Capitules.*

Etudiant ce dernier organe au seul point de vue de la morphologie des organes végétatifs, je ne puis que signaler à propos de la forme des capitules leur similitude absolue (au moins pour toutes les espèces que j'ai pu étudier) avec celle des espèces du TYPE-ERYNGIUM STELLATUM-CAPITULE. Ces capitules peuvent être caractérisés par leurs bractées involucrales entières, simples ou dentées à leur partie terminale et en tout cas ovales ou obovales, d'assez grande taille (1 cm.) par rapport au reste du capitule (diam. 0,5 cm.).

A nouveau ce type, unique, auquel j'ai dû rapporter tous les capitules d'*Alepidea* est celui d'espèces d'*Eryngium* exclusivement américains et correspond à une fin de phyllum hautement évolué.

Conclusion.

Je puis maintenant tenter une explication de l'évolution du genre *Alepidea* en suivant une voie analogue à celle utilisée pour le genre *Eryngium.*

J'ai précisé antérieurement que l'origine du genre *Eryngium* devait être recherchée dans l'Ancien Monde. Les espèces avaient ensuite émigré en évoluant à travers tout le continent européen et une première « explosion » du genre s'était produite sur l'emplacement de la péninsule ibérique, suivie du développement d'un nouveau rameau en Afrique du Nord ; aucune migration n'avait pu aller plus loin vers le Sud sur ce continent. Par ailleurs, à la faveur du pont Nord-atlantique, des formes ancestrales européennes avaient passé en Amérique du Nord et, de cette dernière région, avaient évolué, absolument isolées des formes de l'Ancien Monde, pour donner les espèces que nous connaissons aujourd'hui dans les deux Amériques.

Le rapide résumé ci-dessus de la morphologie du genre *Alepidea* montre que les deux genres ont été construits avec les mêmes « grands types », mais ce sont seulement les « agencements » des divers types d'organes qui les différencient : en effet, jamais on n'a trouvé dans le genre *Alepidea* des « assemblages » d'organes analogues à ceux du genre *Eryngium.* Les feuilles seules gardent, chez les *Alepidea,* un caractère primitif assez marqué, par comparaison avec les types de feuilles communément associés chez les *Eryngium* aux types des autres organes que nous avons constatés dans les *Alepidea.* Tous les types des autres organes sont au contraire très évolués et

sont uniquement ceux que l'on rencontre chez les *Eryngium* américains.

Comment donc expliquer pareille divergence d'évolution entre deux genres par ailleurs si semblables ? Je pense qu'ici il faut faire appel aux faits bio-géographiques qui peuvent aider à la compréhension de cette différence. La grande parenté botanique des deux genres exclùt à mon avis une origine différente pour chacun d'eux ; il faut donc en conséquence placer les origines du genre *Alepidea* également sur l'Ancien Continent.

Pour moi, ce serait au début de la marche vers l'Ouest que les deux genres se seraient scindés : l'un des rameaux allant vers le Nord-Ouest coloniser l'Europe et, par delà, le Nouveau Monde, l'autre se dirigeant au Sud vers l'Afrique orientale. C'est alors, dans deux milieux bien différents, pendant des périodes où les vicissitudes climatiques ont été des plus opposées dans les deux régions, que ces formes ont continué d'évoluer dans ces territoires si éloignés. Une telle dissemblance de situation me semble de nature à permettre de plus une différence de rapidité dans l'évolution : ce qui n'a pu se passer que lentement au cours d'une longue migration vers l'Ouest pour le Genre *Eryngium* a été probablement réalisé beaucoup plus rapidement par le phyllum se dirigeant vers le Sud et qui a donné le Genre Alepidea.

Nous serions donc là, avec les *Eryngium* américains d'une part, et les *Alepidae* de l'Afrique orientale et australe d'autre part, en présence de deux rameaux évolutifs d'un même faisceau qui aurait eu son origine lointaine dans l'Ancien Continent.

Laboratoire de Culture du Muséum.